植 物 分 类 学 报 44 (3): 304–319(2006)
Acta Phytotaxonomica Sinica

doi:10.1360/aps040152
http://www.plantsystematics.com

中国云南鳞毛蕨属(鳞毛蕨科) 13种植物的染色体数目

向建英 成 晓 武素功*
(中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学开放研究实验室 昆明 650204)

Chromosome numbers of 13 species in the genus *Dryopteris* (Dryopteridaceae) from Yunnan, China

XIANG Jian-Ying CHENG Xiao WU Su-Gong*
(*Laboratory of Plant Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences,* Kunming 650204, China)

Abstract Chromosomes of 13 species in the genus *Dryopteris* Adanson (Dryopteridaceae) from Yunnan, China have been counted. The numbers in four species, *D. alpestris* Tagawa (2*n*=82), *D. habaensis* Ching (2*n*=82), *D. lachoongensis* (Bedd.) Nayar & Kaur (2*n*=82), and *D. yungtzeensis* Ching (2*n*=82), were reported for the first time. The triploid apomict *D. rosthornii* (Diels) C. Chr. (2*n*=123), the tetraploid apomict *D. wallichiana* (Spreng.) Hylander ('*n*'=164, 2*n*=164) and the diploid apomict *D. yoroii* Serizawa (2*n*=82) represent three new cytotypes. Our results support the establishment of the section *Caespitosae* S. G. Lu, and indicate a high percentage of the diploid apomict cytotype in *Dryopteris* from the Himalayan region of China. The phenomenon of the presence of different cytotypes in a same plant of fern species is discussed.

Key words *Dryopteris*, chromosome number, cytotype, cytotaxonomy.

摘要 报道了中国云南产鳞毛蕨科Dryopteridaceae鳞毛蕨属*Dryopteris* Adanson 13种植物的染色体数目。其中4个种：多雄拉鳞毛蕨*D. alpestris*(2*n*=82)、哈巴鳞毛蕨*D. habaensis*(2*n*=82)、脉纹鳞毛蕨*D. lachoongensis*(2*n*=82)和永自鳞毛蕨*D. yungtzeensis*(2*n*=82)的染色体数目为首次报道；无融合三倍体的川西鳞毛蕨*Dryopteris rosthornii*、无融合四倍体的大羽鳞毛蕨*D. wallichiana*以及无融合二倍体的栗柄鳞毛蕨*D. yoroii*为3个新发现的细胞类型。细胞学研究结果支持高山鳞毛蕨组sect. *Caespitosae* S. G. Lu应该为鳞毛蕨属内一个独立的组；中国喜马拉雅地区的鳞毛蕨属植物中存在着大量的无融合二倍体细胞类型。对蕨类植物中同一植株产生不同倍性孢子的现象进行了讨论。

关键词 鳞毛蕨属；染色体数目；细胞型；细胞分类学

鳞毛蕨属*Dryopteris* Adanson是一个分布于南北半球温带的大属，以中国和日本尤其是喜马拉雅和中国西南部山地为分布中心(Ching, 1938)。该属约有230种，中国记载有127种(武素功, 2000)。与种子植物相比，蕨类植物相对简单的形态特征和相对少的稳定的区别特征，使得一些具有丰富多样性的类群的分类研究变得更为困难。因此，利用外部形态特征以外的性状如细胞学性状来解决蕨类植物，特别是鳞毛蕨属这样一个分布广泛、种类繁多而富于变异的大属的分类和系统进化问题，就显得尤为必要。

在鳞毛蕨属中，约有100种以及少量变种和杂交种已有染色体数目的报道。其中，分

2004-11-25 收稿, 2005-03-02 收修改稿。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: sugong@mail.kib.ac.cn)。

布于印度、日本等地区的鳞毛蕨属植物中的大部分种类已进行了较详细的细胞学研究(Mehra & Loyal, 1965; Hirabayashi, 1974; Gibby, 1985), 为分类学研究提供了大量有用的信息。

中国是鳞毛蕨属的主要分布中心之一, 但分布于中国的鳞毛蕨属植物只有零星的染色体资料报道(裘佩喜, 1981; 王中仁, 张志宪, 1981; 王中仁, 夏群, 1984; 王中仁, 1985; 翁若芬, 1985; Weng, 1989; Nakato et al., 1995; Lin, et al., 2002)。在《中国植物志》记载的127种鳞毛蕨属植物中, 有过染色体数目报道的种类仅约30种。

中国西南横断山地区的鳞毛蕨属植物约60个种, 其中包括了很多有争议的种, 有待于进一步深入细致的研究。本文是我们对该地区鳞毛蕨属植物细胞学研究的一部分, 报道了13个种的染色体数目, 结合染色体数目与形态学特征分析, 对其中一些种的分类学问题进行了初步讨论。

1 材料和方法

材料来源及凭证标本号见表1。凭证标本均保存于中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)。

有丝分裂观察: 取新生根尖在0.002 mol/L 8-羟基喹啉溶液中预处理3–5 h后, 转移入卡诺溶液中固定24 h, 保存于70%的酒精中。制片前将材料转移入60 ℃水浴的1 mol/L HCl中解离10 min, 于1%醋酸地衣红染色30–60 min, 制片。

减数分裂观察: 将分裂期的孢子囊经常规的冰醋酸:无水乙醇以1:3的比例固定12 h以后, 以1%醋酸洋红压片观察。

2 结果

本研究报道了鳞毛蕨属13个种的染色体数目。其中多雄拉鳞毛蕨*Dryopteris alpestris* Tagawa、哈巴鳞毛蕨*D. habaensis* Ching、脉纹鳞毛蕨*D. lachoongensis* (Bedd.) Nayar & Kaur和永自鳞毛蕨*D. yungtzeensis* Ching这4个种的染色体数目为首次报道; 川西鳞毛蕨*Dryopteris rosthornii* (Diels) C. Chr. 2*n*=123, 栗柄鳞毛蕨*D. yoroii* Serizawa 2*n*=82, 每个孢子囊产生32个正常孢子的无融合生殖二倍体类型以及大羽鳞毛蕨*D. wallichiana* (Spreng.) Hylander ‘*n*’=164、2*n*=164的无融合生殖四倍体类型为这两个种新发现的细胞类型。各个种的繁殖方式(为有性生殖或是无融合生殖)根据孢子囊内的孢子数目来进行推断(Manton, 1950)。每个孢子囊内有64个孢子的为有性生殖类型, 32个孢子的为无融合生殖类型。以下依次对各个种的观察结果进行讨论。

2.1 尖齿鳞毛蕨

该种分布于喜马拉雅地区海拔3000–4000 m的森林带。

Gibby(1985)根据Mehra和Loyal(1965)的研究, 引证该种为无融合三倍体种, 但Gibby

表1　中国云南产13种鳞毛蕨属植物的染色体数目

Table 1　Chromosome numbers of 13 species in *Dryopteris* from Yunnan, China

分类群 Taxon	染色体数目 Chromosome number	孢子数目/孢子囊 Spore number per sorus	采集地 Locality	海拔 Elevation (m)	凭证标本 Voucher	图版 Figure
尖齿鳞毛蕨 *D. acutodentata* Ching	‘n’$=123$	32	维西栗地坪 Lidiping, Weixi	3200	武素功等(S. K. Wu et al.) 030506	1A, 2A
多雄拉鳞毛蕨 *D. alpestris* Tagawa	$2n=82$	64	贡山高黎贡山 Mt. Gaoligongshan, Gongshan	3300	武素功等(S. K. Wu et al.)33	1B, 2B
多鳞鳞毛蕨 *D. barbigera* (T. Moore & Hook.) O. Ktze.	$2n=82$	64	贡山高黎贡山 Mt. Gaoligongshan, Gongshan	3300	武素功等(S. K. Wu et al.)045	1C, 2C
金冠鳞毛蕨 *D. chrysocoma* C. Chr.	$2n=82$	64	大姚昙华山 Mt. Tanhuashan, Dayao	2700	武素功等(S. K. Wu et al.) 030714	1D, 2D
哈巴鳞毛蕨 *D. habaensis* Ching	$2n=82$	32	贡山高黎贡山 Mt. Gaoligongshan, Gongshan	3000	武素功等(S. K. Wu et al.) 71	1E, 2E
脉纹鳞毛蕨 *D. lachoongensis* (Bedd.) Nayar & Kaur	$2n=82$	32	大姚三台 Santai, Dayao	2800	武素功等(S. K. Wu et al.) 030722	1F, 2F
密鳞鳞毛蕨 *D. pycnopteroides* (Christ) C. Chr.	$2n=82$	32	贡山高黎贡山 Mt. Gaoligongshan, Gongshan	3000	武素功等(S. K. Wu et al.) 70	3A, 4A
川西鳞毛蕨 *D. rosthornii* (Diels) C. Chr.	$2n=123$	32	丽江云杉坪 Yunshanping, Lijiang	3150	Ohba et al. 651	3B, 4B
刺尖鳞毛蕨 *D. serrato-dentata* (Bedd.) Hayata	$n=82$	64	香格里拉天池 Tianchi, Shangri-La	3600	武素功等(S. K. Wu et al.) 020610	3D, 4D
半育鳞毛蕨 *D. sublacera* Christ	$2n=123$	32	丽江鸣音 Mingyin, Lijiang	3300	武素功等(S. K. Wu et al.) 030568	3C, 4C
大羽鳞毛蕨 *D. wallichiana* (Spreng.) Hylander (新化居群)	‘n’$=82$	32	维西新化 Xinhua, Weixi	2700	C-a-3	3E, 4E
大羽鳞毛蕨 *D. wallichiana* (Spreng.) Hylander (新化居群)	‘n’$=164$, $2n=164$	–	维西新化 Xinhua, Weixi	2700	C-a-15	3F, 4F 5A, 6A
大羽鳞毛蕨 *D. wallichiana* (Spreng.) Hylander (庆福居群)	$2n=82$	32	维西庆福 Qingfu, Weixi	2800	武素功等(S. K. Wu et al.) 030518	5B, 6B
大羽鳞毛蕨 *D. wallichiana* (Spreng.) Hylander (云龙居群)	‘n’$=82$	32	云龙曹涧自奔山 Mt. Zibenshan, Caojian, Yunlong	2200	向建英(J. Y. Xiang)15	5C, 6C
栗柄鳞毛蕨 *D. yoroii* Serizawa	$2n=82$	32	贡山高黎贡山 Mt. Gaoligongshan, Gongshan	3400	武素功等(S. K. Wu et al.) 064	5D, 6D
永自鳞毛蕨 *D. yungtzeensis* Ching	$2n=82$	32	德钦永芝(永自) Yongzhi, Dêqên	2950	武素功等(S. K. Wu et al.) 030540	5E, 6E

的引证是错误的。因为Mehra和Loyal(1965)的研究中报道了刺尖鳞毛蕨共有3种细胞类型，并认为三倍体的刺尖鳞毛蕨很可能是有性四倍体类型的刺尖鳞毛蕨和有性二倍体种——尖齿鳞毛蕨的杂交后代，而并非认为尖齿鳞毛蕨为无融合三倍体。此外，通过对凭证标本的研究，Fraser-Jenkins(1989)认为Mehra和Loyal(1965)报道的三倍体类型的刺尖鳞毛蕨应

该是尖齿鳞毛蕨，并认为文中报道的有性二倍体类型的尖齿鳞毛蕨的残缺的凭证标本很可能是多雄拉鳞毛蕨。Gibby(1985)的研究也得出尖齿鳞毛蕨是无融合三倍体。

减数分裂研究得出该种的染色体数目为‘*n*’=123(图1A，2A)。结合以上的研究结果，进一步支持该种为一无融合三倍体种。

2.2 多雄拉鳞毛蕨

该种分布于我国云南西北部、西藏东南部、台湾，尼泊尔也有，海拔3300–4500 m。Fraser-Jenkins (1989) 根据该种的孢子小而正常的特征，推断该种可能是有性二倍体种。如上文所述，在对刺尖鳞毛蕨的研究中他还指出Mehra和Loyal(1965)提到的有性二倍体尖齿鳞毛蕨很可能就是鉴定错误的多雄拉鳞毛蕨，但是由于标本不完整而难以确定。

观察材料采自云南贡山，与多鳞鳞毛蕨共同生长于同一潮湿沟谷中的岩壁上。有丝分裂研究得出2*n*=82(图1B，2B)，成熟孢子囊内有64个孢子，首次确定该种为有性二倍体种。

2.3 多鳞鳞毛蕨

该种广泛分布于中国–喜马拉雅地区海拔3100–4500 m的高山灌丛。

观察材料采自云南贡山，与多雄拉鳞毛蕨共同生长于潮湿沟谷中。有丝分裂研究得出2*n*=82(图1C，2C)，与Mehra和Loyal (1965)采自锡金材料的*n*=41减数分裂报道，以及Gibby(1985)采自印度西北部材料2*n*=82的报道一致，进一步支持该种为一有性二倍体种。

2.4 金冠鳞毛蕨

本种为中国–喜马拉雅地区广布种，分布海拔2400–3000 m。

和鳞毛蕨属其他二倍体种相比，本种具有明显大得多的孢子，与高山金冠鳞毛蕨*D. alpicola* Ching、细叶鳞毛蕨*D. woodsiisora* Hayata等分类群一起，形成了一个由近缘种组成的复合群。其中一些种如高山金冠鳞毛蕨、子农鳞毛蕨*D. zinongii* Z. R. Wang & Fras.-Jenk.、方氏鳞毛蕨*D. fangii* Ching ex Fras.-Jenk. & Z. R. Wang等的成立与否，以及分类等级的确定等问题还存在着很大的争议。对该复合群各个组成种及其不同居群进一步进行细致的细胞学研究对解决这些问题应当很有意义。

观察材料采自云南中部大姚，有丝分裂研究得出2*n*=82(图1D，2D)，每个孢子囊内产生64个正常的孢子，为一有性二倍体，与Mehra(1961)，Mehra和Loyal(1965)以及Gibby (1985)采自印度材料的观察结果一致。

2.5 哈巴鳞毛蕨

该种为云南西北部特有种，分布海拔2800–3200 m。

观察材料采自云南贡山。细胞学研究得出2*n*=82 (图1E, 2E)，首次报道。每一孢子囊具有32个孢子，为无融合生殖二倍体种。

2.6 脉纹鳞毛蕨

该种为东喜马拉雅分布类型的种，分布海拔2800–3800 m。

该种极易与硬果鳞毛蕨*D. fructuosa* (Christ) C. Chr. 相混淆。Fraser-Jenkins(1989)细致描述了该种与硬果鳞毛蕨的区别，主要是其更为大而宽的裂片，裂片尖端的齿更少，叶柄基部的鳞片无光泽，以及更大、更少的孢子囊群分布于裂片的基部。但是他在1997年对该种进一步的研究中又将其并入了硬果鳞毛蕨，理由是经过进一步的标本采集和研究，

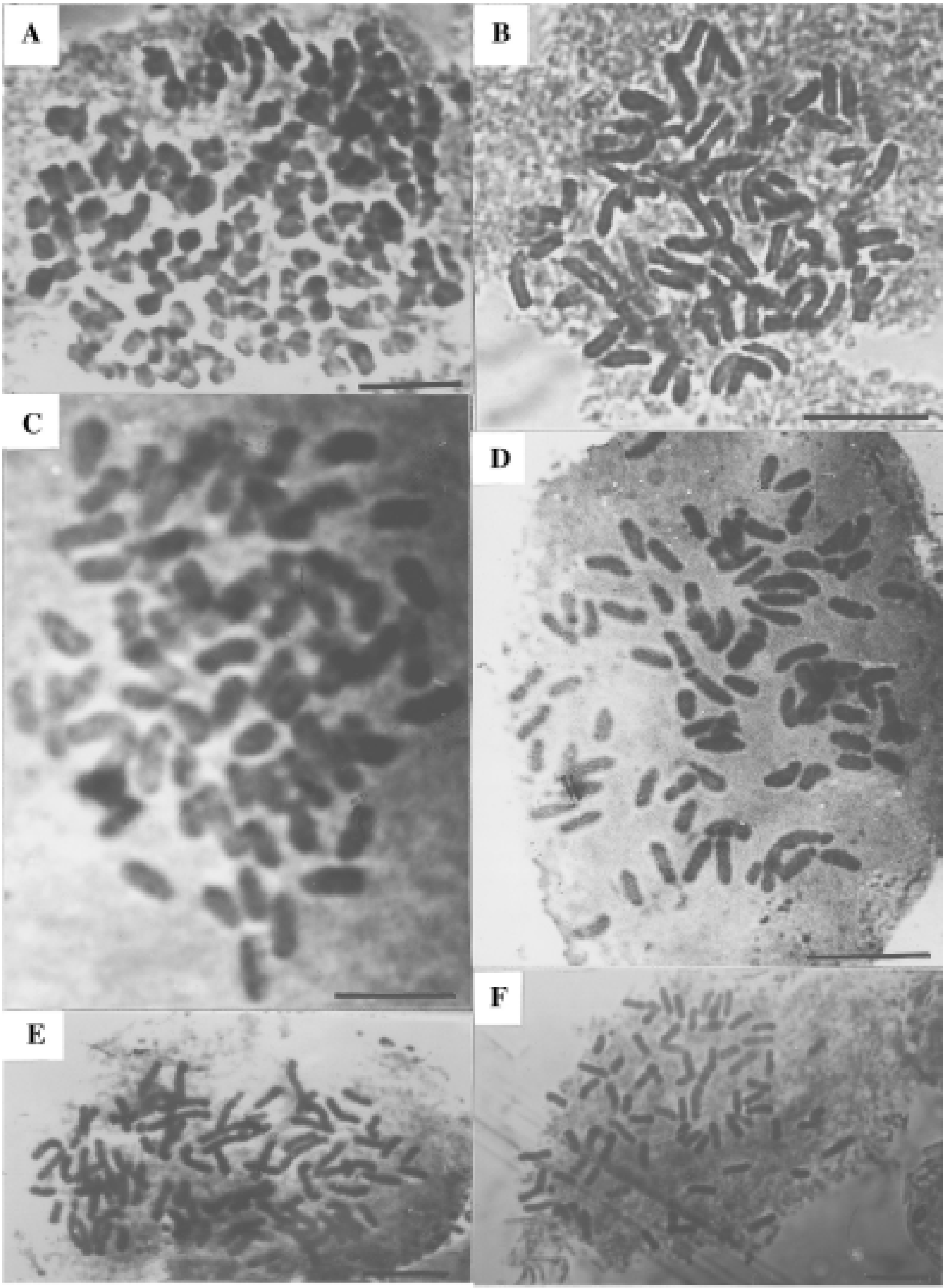


图1 鳞毛蕨属6个种细胞分裂中期的染色体(标尺=10 μm) **A.** 尖齿鳞毛蕨, ‘*n*’=123。**B.** 多雄拉鳞毛蕨, 2*n*=82。**C.** 多鳞鳞毛蕨, 2*n*=82。**D.** 金冠鳞毛蕨, 2*n*=82。**E.** 哈巴鳞毛蕨, 2*n*=82。**F.** 脉纹鳞毛蕨, 2*n*=82。

Fig. 1. Photographs of the metaphase chromosomes in six species of *Dryopteris* (scale bars=10 μm) **A,** *D. acutodentata*, ‘*n*’=123. **B,** *D. alpestris*, 2*n*=82. **C,** *D. barbigera,* 2*n*=82. **D,** *D. chrysocoma*, 2*n*=82. **E,** *D. habaensis*, 2*n*=82. **F,** *D. lachoongensis,* 2*n*=82.

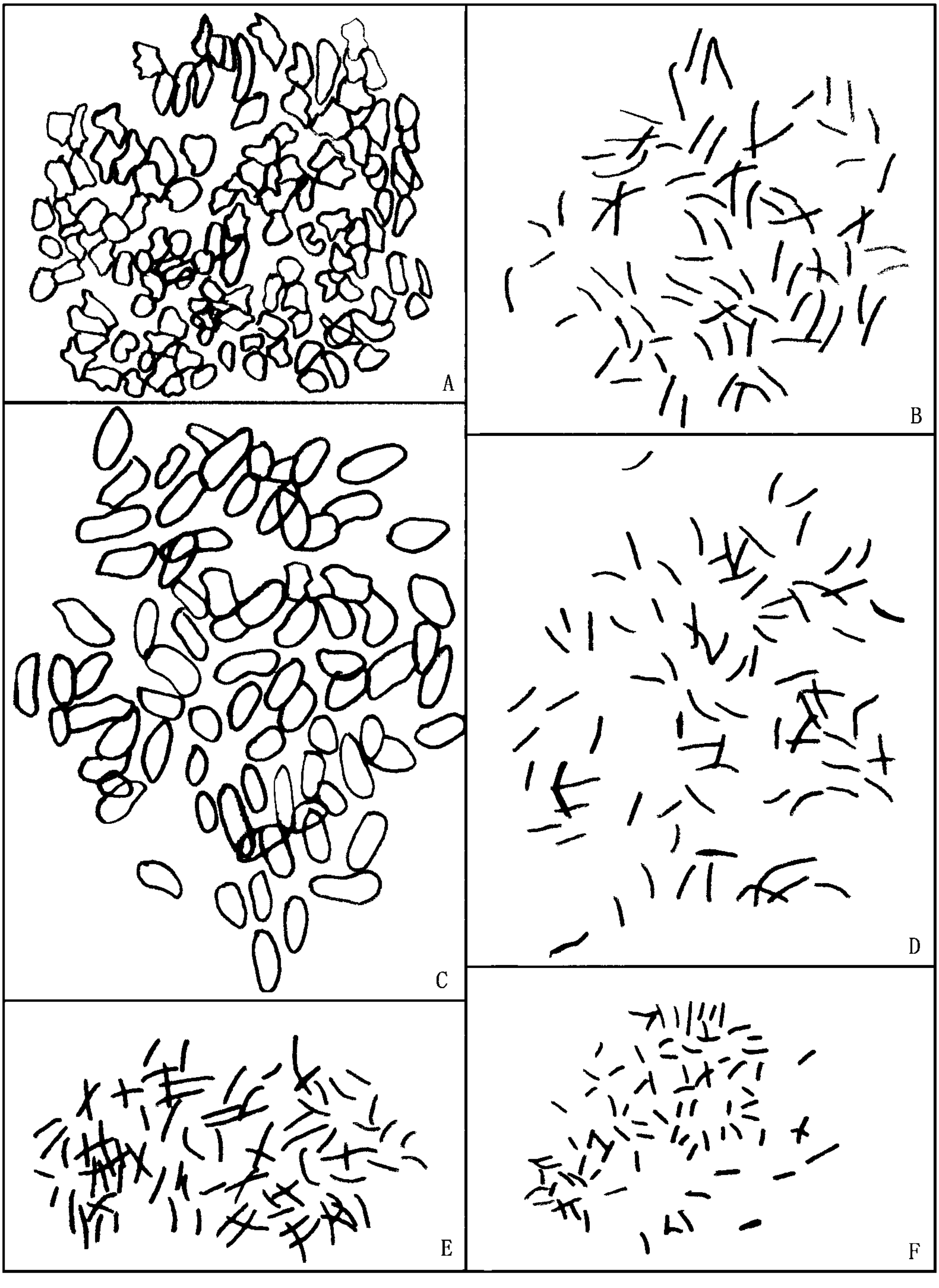


图2　图1的墨线解释图　**A.** 尖齿鳞毛蕨, ‘*n*’=123。**B.** 多雄拉鳞毛蕨, 2*n*=82。**C.** 多鳞鳞毛蕨, 2*n*=82。**D.** 金冠鳞毛蕨, 2*n*=82。**E.** 哈巴鳞毛蕨, 2*n*=82。**F.** 脉纹鳞毛蕨, 2*n*=82。

Fig. 2.　Explanatory diagrams to Fig. 1.　**A,** *D. acutodentata,* ‘*n*’=123. **B,** *D. alpestris*, 2*n*=82. **C,** *D. barbigera,* 2*n*=82. **D,** *D. chrysocoma*, 2*n*=82. **E,** *D. habaensis*, 2*n*=82. **F,** *D. lachoongensis,* 2*n*=82.

发现羽裂程度大小的变异是连续的。根据原描述和查阅标本，我们发现与硬果鳞毛蕨相近的种中，根据羽裂程度的大小与之区别开来的种是凸背鳞毛蕨*D. pseudovaria* (Christ) C. Chr.，而脉纹鳞毛蕨与硬果鳞毛蕨之间的区别并非羽裂程度大小的区别。它们的主要区别在于：脉纹鳞毛蕨根状茎连同叶柄下部具淡棕色、无光泽的阔披针形鳞片，囊群盖大而完全覆盖孢子囊群；硬果鳞毛蕨根状茎连同叶柄下部的鳞片为亮红棕色，卵圆披针形，囊群盖成熟时并不完全覆盖孢子囊群。我们认为, Fraser-Jenkins的归并是不恰当的。

观察材料采自云南大姚，有丝分裂研究得出2*n*=82(图1F, 2F)，首次报道。检查孢子囊的状况，可见有少量孢子囊产生正常的32个孢子，而大多孢子囊内的孢子都不正常，有待对该种进一步进行减数分裂研究，以确定其生殖方式。而硬果鳞毛蕨与半育鳞毛蕨组sect. *Pallidae* Fras.-Jenk.其他的大多数种一样，为无融合三倍体种(Mehra, 1961; Mehra & Loyal, 1965; Gibby, 1985)。细胞学研究结果进一步支持了脉纹鳞毛蕨和硬果鳞毛蕨之间的区别。

2.7　密鳞鳞毛蕨

该种分布于我国西南部，生于沟边林下，分布海拔1800–2800 m。

Fraser-Jenkins(1989)认为Hirabayashi(1974)基于日本材料报道的该种染色体数目并不可靠，认为他的凭证标本并不是真正的密鳞鳞毛蕨，而是远轴鳞毛蕨*D. dickinsii* (Franch. & Sav.) C. Chr.。

观察材料采自云南贡山。有丝分裂研究得出2*n*=82(图3A, 4A)，每个孢子囊内产生32个孢子，表明本种为一无融合生殖的二倍体种。

2.8　川西鳞毛蕨

该种是中国西部的特有种，分布海拔为1500–2450 m。

Gibby(1985)由采自该种模式产地四川峨眉山的材料研究得出其体细胞染色体数目为2*n*=82，为二倍体种，并指出王中仁和张志宪(1981)报道的无融合生殖二倍体的九老洞鳞毛蕨*D. julaodongensis* Ching & Z. R. Wang即为该种。Gibby(1985)认为，上文中关于该种既能产生32个孢子，又能产生64个孢子，为有性生殖和无融合二倍体兼性种的报道几乎可以肯定是错误的。

观察材料采自云南丽江云杉坪。有丝分裂研究得出2*n*=123(图3B, 4B)，每个孢子囊产生32个孢子，表明本种为一无融合三倍体种。

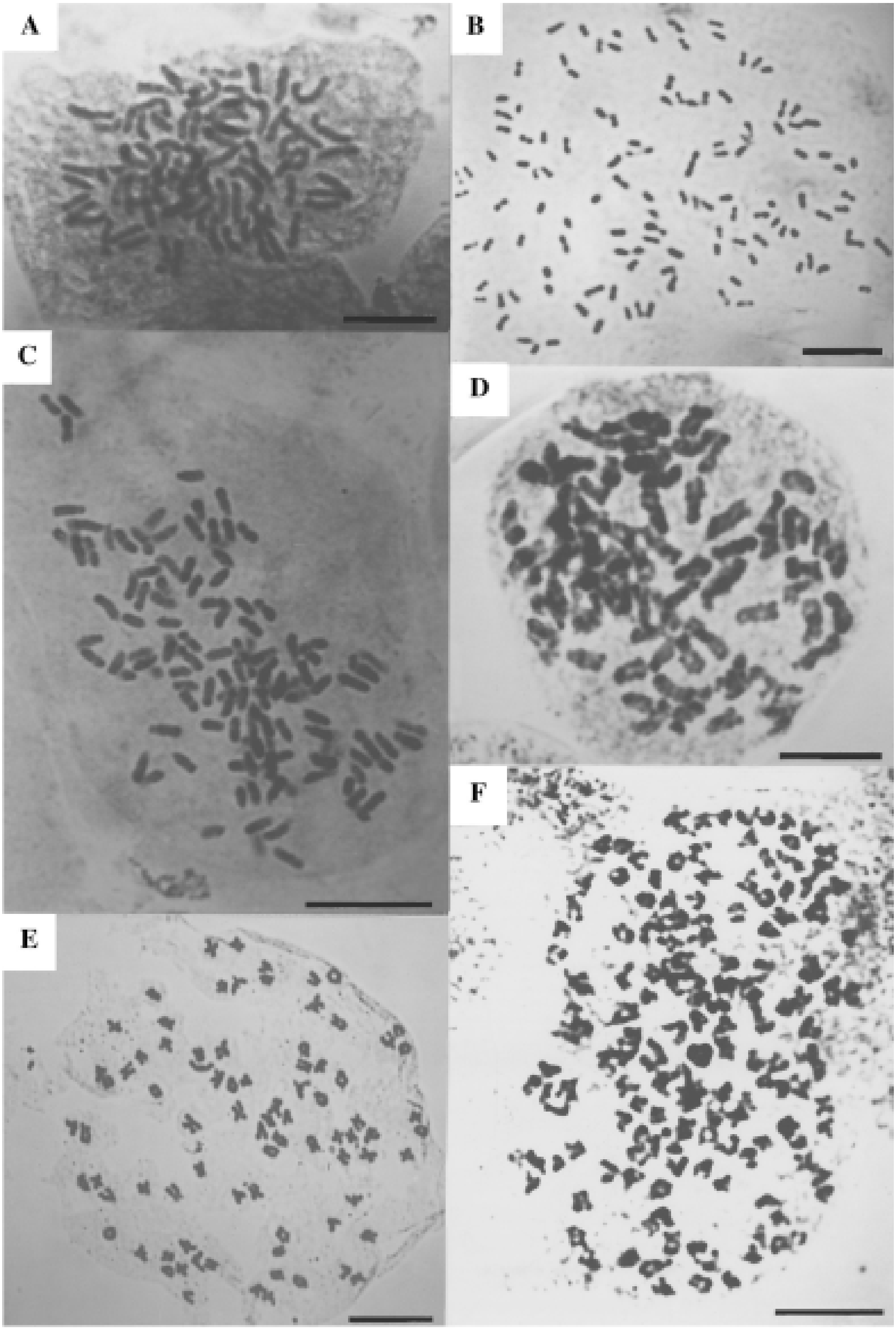
2.9　刺尖鳞毛蕨

Mehra和Loyal(1965)曾报道该种有3种细胞类型：*n*=41，‘*n*’=82，‘*n*’=123；并认为该种的三倍体类型是由有性四倍体类型与另一具有亲缘关系的有性二倍体种即尖齿鳞毛蕨杂交而来。Gibby(1985)基于印度的材料报道了该种为2*n*=164的有性四倍体种，同时指出

→

图3　鳞毛蕨属5个种细胞分裂中期的染色体(标尺=10 μm)　**A.** 密鳞鳞毛蕨, 2*n*=82。**B.** 川西鳞毛蕨, 2*n*=123。**C.** 半育鳞毛蕨，2*n*=123。**D.** 刺尖鳞毛蕨，*n*=82。**E.** 大羽鳞毛蕨(新化居群，C-a-3)，‘*n*’=82。**F.** 大羽鳞毛蕨(新化居群, C-a-15)，‘*n*’=164。

Fig. 3. Photographs of the metaphase chromosomes in five species of *Dryopteris* (scale bars=10 μm). **A,** *D. pycnopteroides*, 2*n*=82. **B,** *D. rosthornii*, 2*n*=123. **C,** *D. sublacera*, 2*n*=123. **D,** *D. serrato-dentata*, *n*=82. **E,** *D. wallichiana* (Xinhua population, C-a-3), ‘*n*’=82. **F,** *D. wallichiana* (Xinhua population, C-a-15), ‘*n*’=164.


A
B
C
D
E
F

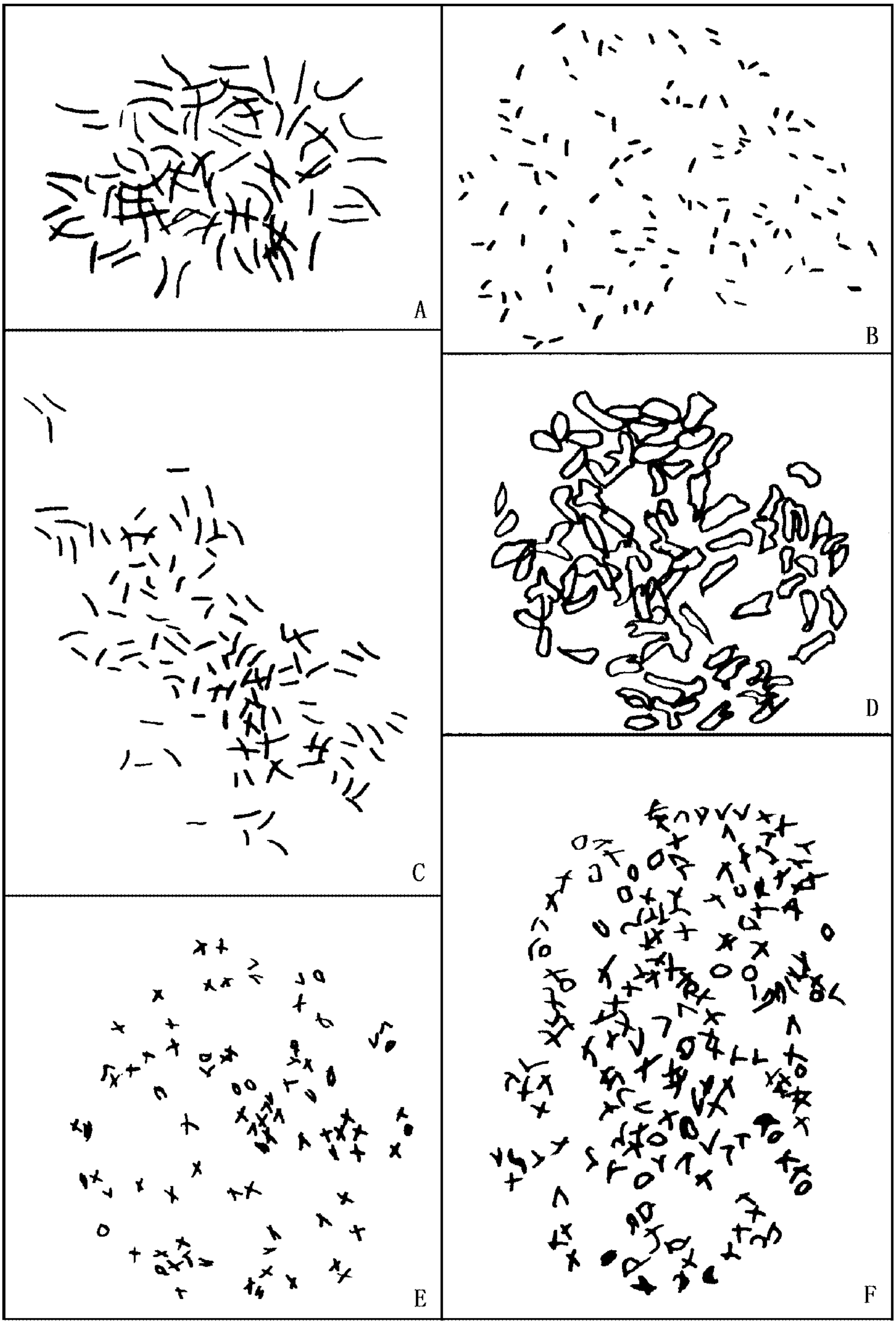


图4 图3的墨线解释图 **A.** 密鳞鳞毛蕨, 2*n*=82。**B.** 川西鳞毛蕨, 2*n*=123。**C.** 半育鳞毛蕨, 2*n*=123。**D.** 刺尖鳞毛蕨, *n*=82。**E.** 大羽鳞毛蕨(新化居群, C-a-3), '*n*'=82。**F.** 大羽鳞毛蕨(新化居群, C-a-15), '*n*'=164。

Fig. 4. Explanatory diagrams to Fig. 3. **A,** *D. pycnopteroides,* 2*n*=82. **B,** *D. rosthornii,* 2*n*=123. **C,** *D. sublacera,* 2*n*=123. **D,** *D. serrato-dentata, n*=82. **E,** *D. wallichiana* (Xinhua population, C-a-3), '*n*'=82. **F,** *D. wallichiana* (Xinhua population, C-a-15), '*n*'=164.

Mehra和Loyal(1965)报道的刺尖鳞毛蕨的二倍体细胞类型是值得怀疑的。Fraser-Jenkins(1989)则指出Mehra和Loyal(1965)报道的刺尖鳞毛蕨的三倍体类型的凭证标本实际上为尖齿鳞毛蕨, 而二倍有性体类型的刺尖鳞毛蕨则很可能为多雄拉鳞毛蕨。这样, Fraser-Jenkins(1989)认为在Mehra和Loyal(1965)的报道中, 只有有性四倍体类型才是刺尖鳞毛蕨正确的细胞学特征。

观察材料采自香格里拉(原中甸县)天池。减数分裂研究得出n=82(图3D, 4D), 再次支持了刺尖鳞毛蕨为一有性四倍体的观点。

2.10 半育鳞毛蕨

该种为中国–喜马拉雅地区海拔2200–3400 m松林带的广泛分布种。

半育鳞毛蕨为一形态学特征变异幅度较大的种, 其显著特征是叶柄基部密被棕色的大披针形鳞片, 然而该种的羽片、小羽片以及羽片顶端的形状, 还有鳞片的颜色等都存在较大的变异, 为鳞毛蕨属内一个变异丰富的种。有待结合形态学和其他方面的证据, 对其进行更细致的分类研究。

观察材料采自云南丽江。减数分裂研究得出‘n’=123(图3C, 4C), 孢子囊产生32个正常孢子, 少数不正常孢子囊则产生32–64个不正常孢子。研究结果和Gibby(1985)以及Kato等(1992)分别采自印度和云南昆明材料的研究结果一致。

2.11 大羽鳞毛蕨

该种为鳞毛蕨属内极少数世界热带、亚热带广泛分布的种之一, 分布海拔2000–3000 m。

Loyal(1960)、Mehra和Loyal(1965)对印度材料以及Hirabayashi(1970, 1974)对我国台湾材料的细胞学研究均报道该种为一无融合的二倍体种。Fraser-Jenkins(1989)指出该种三倍体类型的报道均属于标本鉴定错误, 而Walker(1973)基于牙买加材料报道的该种的四倍体类型可能与无融合二倍体类型具亲缘关系的观点有待进一步研究。但是Fraser-Jenkins也指出该细胞学报道的凭证标本为典型的大羽鳞毛蕨。而在Fraser-Jenkins(1994)的另一篇文章中, 又将上一研究中发表的分布于印度南部和斯里兰卡的无融合三倍体种*D. madrasensis* Fras.-Jenk.处理为大羽鳞毛蕨的亚种, 即*D. wallichiana* ssp. *madrasensis* (Fras.-Jenk.) Fras.-Jenk.。

观察材料分别采自云南维西新化、维西庆福以及云龙曹涧自奔山。研究得出维西新化的居群具有‘n’=82(图3E, 4E)的无融合生殖二倍体以及‘n’=164(图3F, 4F), 2n=164(图5A, 6A)的无融合生殖四倍体两种细胞型。具有不同细胞型的两个居群的分布海拔分别为二倍体居群为2300–2800 m, 四倍体居群为2700–3100 m。二者在形态上并没有明显区别, 但四倍体类型的植株形态上稍大一些。而采自维西庆福2n=82(图5B, 6B)以及云龙曹涧自奔山‘n’=82(图5C, 6C)的两个居群在形态学特征上有一定的区别, 如: 庆福的居群叶柄稍长, 约为叶长的1/3; 叶柄基部鳞片为浅棕色, 卵圆披针形, 叶柄上部和叶轴的鳞片为浅棕色; 而云龙的居群叶柄长为叶长的1/4–1/5, 叶柄基部的鳞片为狭卵圆披针形, 棕褐色, 叶柄上部和叶轴的鳞片为棕褐色, 鳞片毛发状尖头的特征更明显。然而细胞学观察结果表明, 它们仍属于该种常见的无融合生殖二倍体类型。

结合已有的报道, 大羽鳞毛蕨种内存在着无融合生殖二倍体、无融合生殖三倍体和

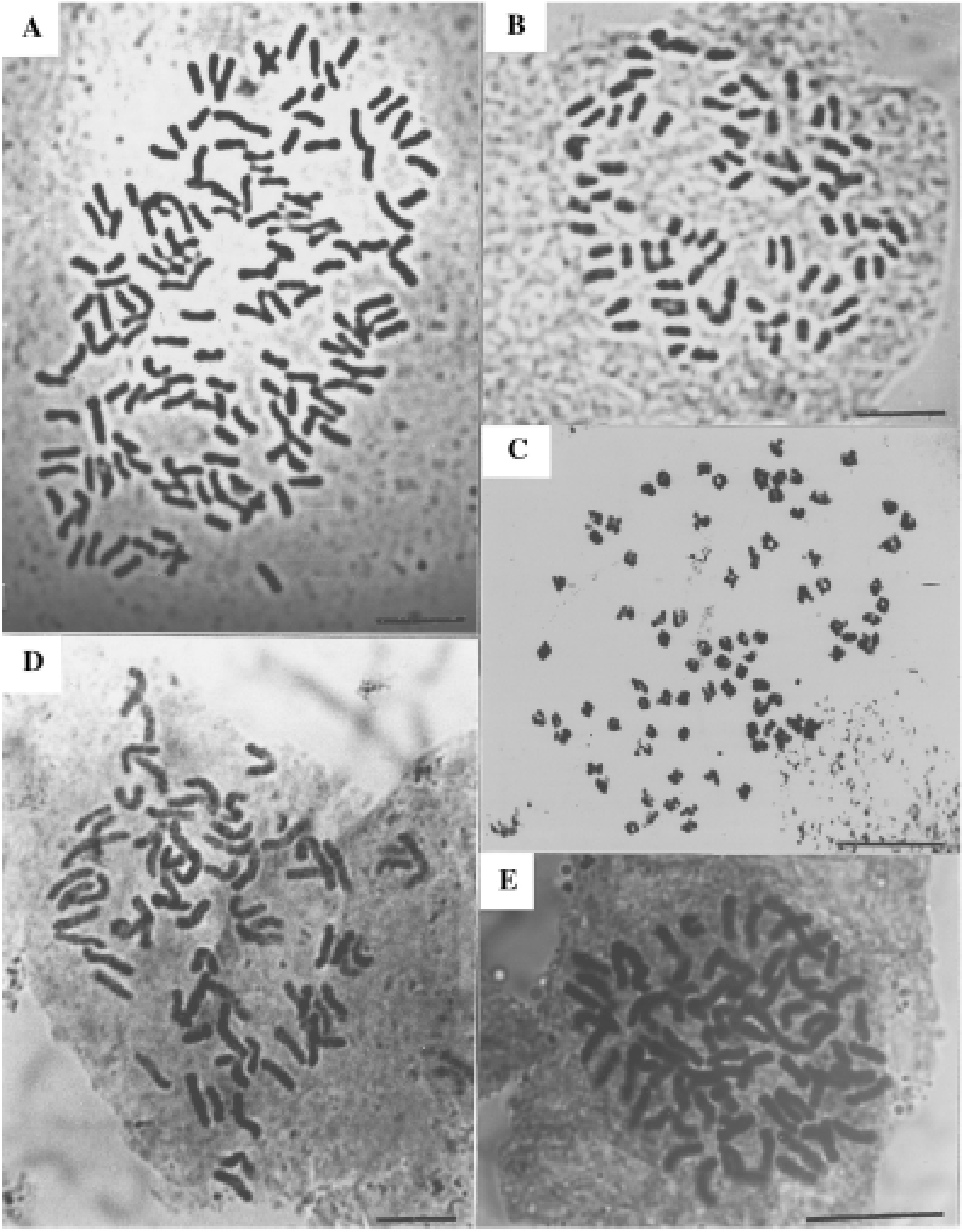


图5 鳞毛蕨属3个种细胞分裂中期的染色体(标尺=10 μm) **A.** 大羽鳞毛蕨(新化居群, C-a-15), 2*n*=164。**B.** 大羽鳞毛蕨(庆福居群), 2*n*=82。**C.** 大羽鳞毛蕨(云龙居群), ‘*n*’=82。**D.** 栗柄鳞毛蕨, 2*n*=82。**E.** 永自鳞毛蕨, 2*n*=82。

Fig. 5. Photographs of the metaphase chromosomes in three species of *Dryopteris* (Scale bars=10 μm). **A,** *D. wallichiana* (Xinhua population, C-a-15), 2*n*=164. **B,** *D. wallichiana* (Qingfu population), 2*n*=82. **C,** *D. wallichiana* (Yunlong population), ‘*n*’=82. **D,** *D. yoroii*, 2*n*=82. **E,** *D. yungtzeensis,* 2*n*=82.

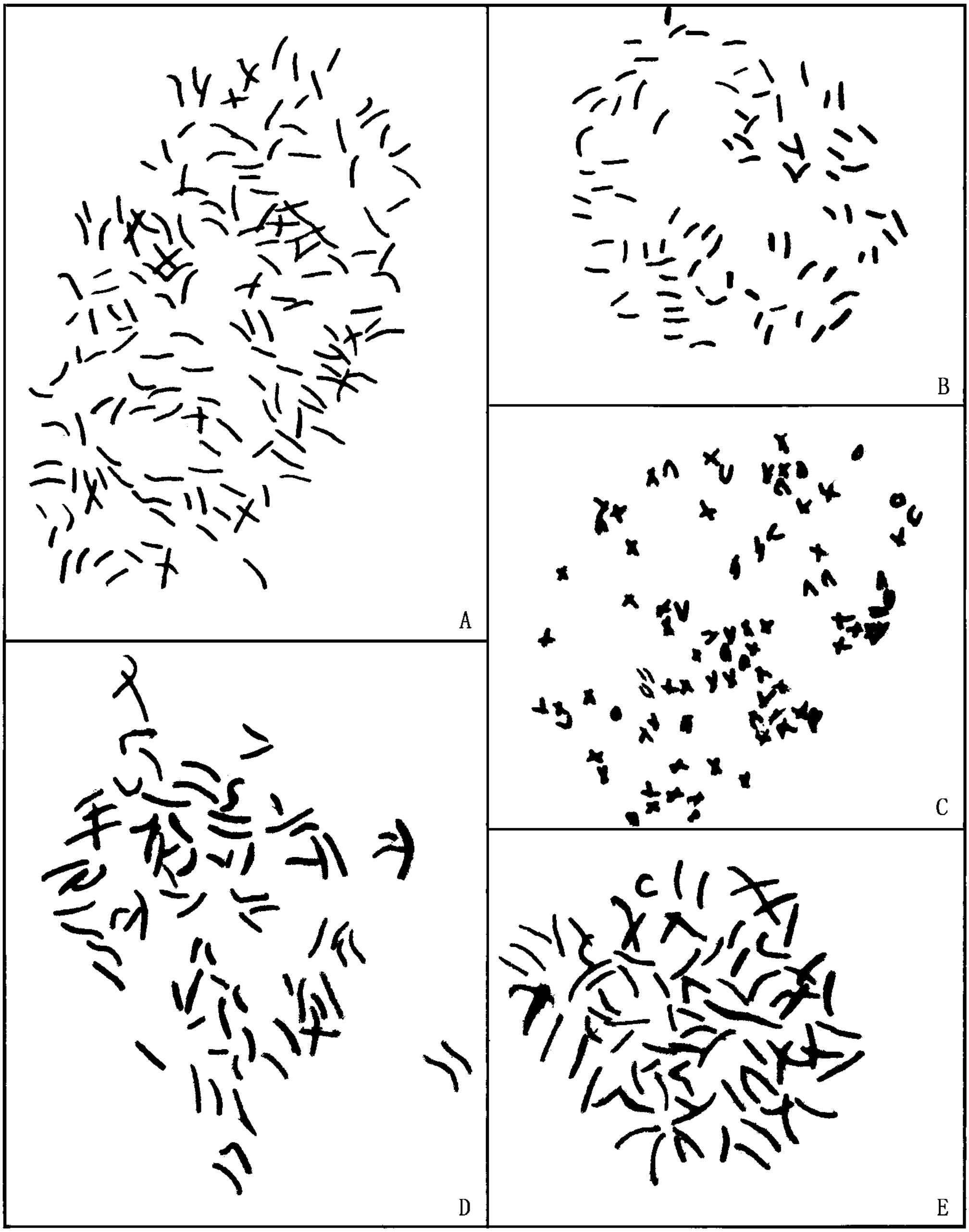


图6　图5的墨线解释图　**A.** 大羽鳞毛蕨(新化居群, C-a-15), 2*n*=164。**B.** 大羽鳞毛蕨(庆福居群), 2*n*=82。**C.** 大羽鳞毛蕨(云龙居群), ‘*n*’=82。**D.** 栗柄鳞毛蕨, 2*n*=82。**E.** 永自鳞毛蕨, 2*n*=82。

Fig. 6. Explanatory diagrams to Fig. 5. **A,** *D. wallichiana* (Xinhua population, C-a-15), 2*n*=164. **B,** *D. wallichiana* (Qingfu population), 2*n*=82. **C,** *D. wallichiana* (Yunlong population), ‘*n*’=82. **D,** *D. yoroii*, 2*n*=82. **E,** *D. yungtzeensis*, 2*n*=82.

无融合生殖四倍体3种细胞类型。对该种在更进一步广泛采样的基础上，进行细致的细胞学研究尤其是减数分裂的研究，并结合形态学变异分析，对了解该种的形态变异与不同的细胞类型之间的相关性应当具有重要的意义，进而可能对该种的分类学研究提供证据。

2.12 栗柄鳞毛蕨

该种分布于我国西南部和我国台湾、印度、尼泊尔。不丹、锡金、缅甸也有分布，海拔500–2000 m。

王中仁和张志宪(1981)报道了采自四川峨眉山的稀羽鳞毛蕨*D. sparsa* var. *nitidula* (Wall.) C. Chr.为n=41，每个孢子囊内具有64个正常孢子的有性二倍体种。该变种被并入栗柄鳞毛蕨，从而*D. sparsa* var. *nitidula*为栗柄鳞毛蕨的异名(武素功, 2000)。

观察材料采自云南西部贡山。有丝分裂研究结果得出2n=82 (图5D, 6D)，每个孢子囊内具有32个孢子，为无融合生殖二倍体类型。由于未能对王中仁和张志宪(1981)报道的凭证标本进行查证，因此不能对两个细胞型之间的关系进行进一步的讨论。

2.13 永自鳞毛蕨

该种为横断山区特有种，分布海拔2800–3000 m。

Fraser-Jenkins(1989)将该种作为远轴鳞毛蕨*D. dickinsii* (Franch. & Sav.) C. Chr.的异名处理。但是远轴鳞毛蕨最重要的特征是叶片一回羽状分裂，鳞片短而宽，且孢子囊群靠近叶边着生，沿中脉两侧有宽的不育带。而永自鳞毛蕨叶片近二回羽裂，棕褐色的鳞片披针形，孢子囊群着生于羽片的上部，位于羽肋和叶缘的中间；此外，远轴鳞毛蕨是一个分布于低海拔山区(700–2700 m)森林带的种，而永自鳞毛蕨生长于2800–3000 m的高山，位于森林带的上缘。将永自鳞毛蕨作为平鳞鳞毛蕨组sect. *Dryopteris* Adans.的成员而独立于毛柄鳞毛蕨组sect. *Hirtipedes* Fras.-Jenk.的远轴鳞毛蕨可能更合适。

观察材料采自该种的模式产地德钦永芝(永自)。有丝分裂研究结果2n=82(图5E, 6E)，每个孢子囊产生32个孢子，为一无融合二倍体种。

3 讨论

本文研究的13个种中，除大果鳞毛蕨组的金冠鳞毛蕨为有性二倍体外，其余的3个有性种都是高山鳞毛蕨组sect. *Caespitosae* S. G. Lu的成员。Widén等(1996)根据高山鳞毛蕨组的模式——尖齿鳞毛蕨为一无融合的三倍体种，推断该种可能是纤维鳞毛蕨组成员和高山鳞毛蕨组成员的杂交后代，从而认为高山鳞毛蕨组并不是一个分类学意义上的好的分类群。但是，该组内除去尖齿鳞毛蕨和另一个细胞学未知的种——定结鳞毛蕨*D. tingiensis* Ching & S. K. Wu外，其余的5个种都是形态学特征稳定的有性生殖种。此外，该组最主要的形态学鉴别性特征——小而膜质，边缘撕裂状或啮蚀状的囊群盖，以及主要生长于东喜马拉雅3000–5000 m高海拔的分布特征等，都支持该组为鳞毛蕨属内一个与其他组具有明显区别特征的组。

本文研究的13个种中，4种(多雄拉鳞毛蕨2n=82、哈巴鳞毛蕨2n=82、脉纹鳞毛蕨2n=82、永自鳞毛蕨2n=82)的染色体数目为首次报道。9个已有细胞学报道的种中，大羽

鳞毛蕨（‘*n*’=164, 2*n*=164)、栗柄鳞毛蕨(2*n*=82)和川西鳞毛蕨(2*n*=123)为新发现的细胞型。该研究结果进一步表明了对鳞毛蕨属内的一些种，尤其是广布的、形态学特征存在变异的种进行居群采样研究的重要性。通过对尖齿鳞毛蕨和刺尖鳞毛蕨新的居群材料的研究，进一步澄清了由于标本鉴定而引起的细胞学上的争议。然而，在揭示这些物种细胞学组成多样性的基础上，对种内的细胞学多样性结合形态学特征和分布，进行更深层次的实验研究，以进一步澄清相关物种及其各个细胞类型的形成和分化的过程，仍然是有待开展的工作。

Mehra和Loyal(1965)在对分布于印度、锡金喜马拉雅地区的鳞毛蕨属26个分类群的细胞学研究中，发现其中最多的是有性二倍体类型，占50%，有性四倍体类型占23%，而无融合二倍体、无融合三倍体类型分别占7.5%和15.4%。Gibby(1985)通过对分布于印度次大陆和中国的鳞毛蕨属植物的研究发现, 44个分类群中45.5%为无融合三倍体类型，而二倍体和四倍体类型分别占38.6%和15.9%。其中大多数种都未提及生殖方式。Hirabayashi(1974)在对日本79个鳞毛蕨分类群的细胞地理学研究中，发现其中的38%为无融合三倍体类型, 27.8%为有性二倍体类型，无融合二倍体类型为6.3%。Lin等(2002)在对中国东南部蕨类的细胞分类学研究中发现所研究的5个种中，4个种为无融合三倍体，从而认为无融合三倍体类型是中国鳞毛蕨属进化中最主要的细胞类型。综观以上的研究，可以发现在喜马拉雅地区的不同区域，鳞毛蕨属植物各种细胞类型所占的比重有一定的差异。同时也可以看出，从中国–喜马拉雅亚区至中国–日本亚区，该属二倍体类型所占比例逐渐减少而无融合生殖三倍体类型所占的比例逐渐增加。这很可能与该属由起源中心向东的扩散方向有关。统计表明，在无融合生殖蕨类中，50%–70%为三倍体而20%–35%为二倍体，其他的极少部分为四倍体或更高的倍性(Bir, 1973; Lovis, 1977; Wagner & Wagner, 1980; Masuyama, 1984)。无融合二倍体类型在蕨类中并不是十分常见的类型。而我们对中国西南部横断山地区的鳞毛蕨属13个种的细胞学研究中，由染色体计数结合孢子囊内孢子数目推断，其中6个种(哈巴鳞毛蕨、脉纹鳞毛蕨、密鳞鳞毛蕨、大羽鳞毛蕨、栗柄鳞毛蕨、永自鳞毛蕨)为无融合二倍体类型(其中大羽鳞毛蕨还有无融合四倍体类型)，为最常见的细胞类型。其余7个种中3个种(多雄拉鳞毛蕨、多鳞鳞毛蕨、金冠鳞毛蕨)为有性二倍体种, 3个种(尖齿鳞毛蕨、川西鳞毛蕨、半育鳞毛蕨)为无融合三倍体种，1种即刺尖鳞毛蕨为有性四倍体种。而我们对鳞毛蕨属主要分布于中国喜马拉雅地区的纤维鳞毛蕨组的细胞学研究(待发表)中，发现7个种的8个细胞类型中，6个为无融合二倍体类型，1个为有性二倍体类型，还有1个无融合三倍体类型。而关于无融合二倍体的产生，现在已知的有3种途径：一为与三倍体一样，由二倍体有性种杂交，而后产生无融合生殖方式而来(Manton, 1950)；二为由有性二倍体经遗传或生理改变而形成(Manton, 1950; Bir, 1973; Hirabayashi, 1974)；第三种途径为由三倍体无融合种经倍性减小而形成(Lin等, 1992)。关于该地区的各个无融合二倍体类型是如何产生的，有待进一步的深入研究。

本文所研究的13个种中，川西鳞毛蕨为一无融合三倍体类型。王中仁和张志宪(1981)观察到该种既能产生‘*n*’=82的32个孢子，又能产生*n*=41的64个孢子，从而认为该种为可行有性生殖和无融合生殖的兼性种。他们同时在麦秆蹄盖蕨*Athyrium fallaciosum* Milde内也观察到该现象(王中仁，张志宪，1981)。与此相似的还有翁若芬(1988，1990)对贯众

Cyrtomium fortunei J. Sm.和长尾铁线蕨*Adiantum diaphanum* Bl.的研究。Lin等(1992)对太平鳞毛蕨*Dryopteris pacifica* (Nakai) Tagawa的研究中观察到了同一植株产生不同倍性孢子及孢子体的现象。其中报道了在太平鳞毛蕨的无融合三倍体类型中，除了常见的无融合生殖类型产生的n=123的8孢子母细胞外，少数16孢子母细胞中有少数经减数分裂而产生可萌发的n=82的孢子，进而可发育成为二倍体的配子体，这些配子体可经无融合生殖产生二倍的孢子体。迄今为止，蕨类中唯一确定的兼性无融合生殖的报道为Llord(1973)对东方荚果蕨*Matteuccia orientalis* (Hook.) Trev.的研究，发现该种孢子萌发产生的配子体至少存在两种倍性水平，进一步进行有性生殖和无融合生殖，产生孢子体。但是Llord(1973)也观察到，东方荚果蕨的孢子囊内的孢子数目大多不定，所观察的孢子囊内约有四分之一产生的孢子数目少于57个，其余的多为57–63个，而王中仁和张志宪(1981)以及翁若芬(1988，1990)所观察的各个种孢子囊内产生32或64个孢子，这与Llord (1973)的报道有所不同。因此对川西鳞毛蕨是否为兼性无融合种以及其生殖方式、不同居群的染色体组成仍有待进一步的研究。确定一个种为无融合生殖种，每个孢子囊内产生32个孢子仅是初步的推断。尤其是在减数分裂异常的情况下，对产生的孢子进行培养，通过观察配子体的生长情况和染色体组成，以及幼孢子体的染色体组成，才能真正阐明它们的生殖方式。

参考文献

Bir S S. 1973. Cytology of Indian pteridophytes. Glimpses in Plant Research 1: 28–119.

Ching R-C. 1938. A revision of the Chinese and Sikkim-Himalayan *Dryopteris* with reference to some species from neighboring regions. Bulletin of the Fan Memorial Institute of Biology, Botany Series 8: 363–507.

Chiu P-S (裘佩喜). 1981. Observations on the chromosome numbers of Chinese ferns. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 19: 451–455.

Fraser-Jenkins C R. 1986. A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta: Dryopteridaceae). Bulletin of the British Museum of Natural History (Botany) 14: 183–218.

Fraser-Jenkins C R. 1989. A monograph of *Dryopteris* (Pteridophyta: Dryopteridaceae) in the Indian subcontinent. Bulletin of the British Museum of Natural History (Botany) 18: 323–471.

Fraser-Jenkins C R. 1994. *Dryopteris* (Pteridophyta) of Hawai’i—a monographic study. Thaiszia 4: 15–47.

Fraser-Jenkins C R. 1997. New species syndrome in Indian Pteridology and the ferns of Nepal. Dehra Dun, India: International Book Distributors.

Gibby M. 1985. Cytological observations on Indian subcontinent and Chinese *Dryopteris* and *Polystichum* (Pteridophyta: Dryopteridaceae). Bulletin of the British Museum of Natural History (Botany) 14: 1–42.

Hirabayashi H. 1970. Chromosome numbers in Japanese species of *Dryopteris* (4). The Journal of Japanese Botany 45: 11–19.

Hirabayashi H. 1974. Cytogeographic studies on *Dryopteris* of Japan. Tokyo: Harashobo Co., Ltd.

Kato M, Nakato N, Cheng X, Iwatsuki K. 1992. Cytotaxonomic study of ferns of Yunnan, southwestern China. The Botanical Magazine (Tokyo) 105: 105–124.

Lin S J, Kato M, Iwatsuki K. 1992. Diploid and triploid offspring of triploid agamosporous fern *Dryopteris pacifica*. The Botanical Magazine (Tokyo) 105: 443–452.

Lin S J, Zhang H R, Iwatsuki K, Lu H S. 2002. Cytotaxonomic study of ferns from China II. Species of Fujian. The Journal of Japanese Botany 77: 129–138.

Llord R M. 1973. Facultative apomixis and polyploidy in *Matteuccia orientalis*. American Fern Journal 63 (2): 43–48.

Lovis J D. 1977. Evolutionary patterns and processes in ferns. In: Preston R D, Woolhouse H W eds. Advances in Botanical Research. London: Academic Press. 4: 229–415.

Loyal D S. 1960. Some observations on the cytology and apogamy of Himalayan *Dryopteris paleacea* (Don) Hand.-Mazz. The Journal of Indian Botanical Society 39: 608–612.

Manton I. 1950. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge: Cambridge University

Press.

Masuyama S. 1984. Reproductive Biology of Ferns. Hojishokan: 株式会社工友会印刷所 (in Japanese).

Mehra P N. 1961. Chromosome numbers in Himalayan ferns. Research Bulletin (n.s.) of Panjab University 12: 139–164.

Mehra P N, Loyal D S. 1965. Cytological investigations in the Himalayan *Dryopteris* Adanson. Caryologia 18: 461–498.

Nakato N, Kato M, Liu B D. 1995. A cytotaxonomic study of some ferns from Jiangsu and Zhejiang provinces, China. The Journal of Japanese Botany 70: 194–204.

Wagner W H Jr, Wagner F S. 1980. Polyploidy in pteridophytes. In: Lewis W H ed. Polyploidy. London: Plenum Press. 199–214.

Walker T G. 1973. Additional cytotaxonomic notes on the pteridophytes of Jamaica. Transactions of Royal Society of Edinburgh 69: 109–135.

Wang Z-R (王中仁). 1985. Three new cytotypes of *Dryopteris chrysocoma* complex. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 23: 344–351.

Wang Z-R (王中仁), Xia Q (夏群). 1984. Cytological observations on some species of *Dryopteris* and *Polystichum* from China. Acta Botanica Sinica (植物学报) 26: 24–27.

Wang Z-R(王中仁), Zhang Z-X (张志宪). 1981. Cytological observation on some Chinese ferns. Acta Botanica Sinica (植物学报) 23: 427–433.

Weng R-F (翁若芬). 1985. Chromosome numbers of seven Chinese ferns. Investigatio et Studium Naturae (考察与研究) 5: 161–166.

Weng R-F (翁若芬). 1988. Chromosome counts of some ferns from Zhejiang. Investigatio et Studium Naturae (考察与研究) 8: 43–52.

Weng R-F. 1989. Cytological observations on nine species of *Dryopteris* in China. In: Hong D-Y ed. Plant Chromosome Research 1987. Hiroshima: Nishiki Print Co. 345–349.

Weng R-F (翁若芬). 1990. Cytological observations on some Chinese ferns. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 28: 27–33.

Widén C J, Fraser-Jenkins C, Reichstein T, Gibby M, Sarvela J. 1996. Phloroglucinol derivatives in *Dryopteris* sect. *Fibrillosae* and related taxa (Pteridophyta, Dryopteridaceae). Annales Botanici Fennice 33: 69–100.

Wu S-G (武素功). 2000. *Dryopteris* Adanson. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae (中国植物志). Beijing: Science Press. 5 (1): 102–220.